

УДК 568.175:551.736(47)

МОРФОЛОГИЯ ЧЕРЕПА DVINIA PRIMA AMALITZKY (CYNODONTIA, THEROMORPHA)

© 2013 г. М. Ф. Ивахненко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mivah@paleo.ru

Поступила в редакцию 20.02.2012 г.

Принята к печати 11.03.2012 г.

Изучение черепа позднепермского цинодонта *Dvinia prima* Amalitzky, 1922 показало сочетание общей примитивной конструкции черепа и зубной системы (большое число резцов, сохранение предклыкового зуба, сохранение большого межптеригоидного отверстия и т.д.) с развитием ряда “прогрессивных” особенностей (расширение височного окна, развитие теменного гребня и закрытие теменного отверстия, необычное строение предчелюстной кости, усложнение буккальных зубов, редукция ангулярного лепестка). *D. prima* интерпретируется как специализированный омнифаг и рассматривается в семействе *Dviniidae* Sushkin, 1928 в составе надсемейства *Thrinaxodontoidea* Seeley, 1894.

DOI: 10.7868/S0031031X13010066

В 1922 г. Северо-Двинской комиссией под руководством академика А.П. Карпинского была издана рукопись статьи В.П. Амалицкого (*Amalitzky*, 1922), в которой приведено краткое описание первого цинодонта Восточной Европы – *Dvinia prima*. Материал представлял собой неполный череп из коллекций, собранных во время раскопок (1899–1914 гг.) автора у урочища Соколки на р. Малой Северной Двине. Позже в коллекционных материалах Амалицкого был обнаружен почти полный череп цинодонта, кратко описанный П.П. Сушкиным (1928, 1935; Sushkin, 1929) под названием *Permocynodon*, и для обеих форм было установлено особое семейство *Dviniidae* Sushkin, 1928. Вид для *Permocynodon* был обозначен в работе А. Вудварда (*Woodward*, 1932); там же эта форма отнесена к семейству *Cynognathidae*, объединявшему тогда всех хищных цинодонтов. Синонимичность двух форм впервые предполагалась И.А. Ефремовым (1940), затем Е.Д. Конжуковой (1949). Конжукова (1946а, б) привела новые данные по морфологии черепа *Permocynodon* и описала фрагмент черепа, экз. ПИН, № 2245/237 из той же коллекции. Более полные данные были опубликованы Конжуковой в обобщающей работе (1949), где приведено описание черепа *Permocynodon*, сопровождаемое качественными, но не совсем точными изображениями. Здесь же приведено и краткое описание голотипа *Dvinia prima* (название ошибочно написано как *Dwinia*). Своеобразие строения черепа *Permocynodon* вызывало разногласия в его систематическом положении, его относили к *Procynosuchidae* (см. *Watson, Romer*, 1956) или к *Galesauridae* (Вьюшков, 1964). Морфологии и систематическому положению обеих форм была посвящена серия

работ Л.П. Татарина (1968, 1971; *Tatarinov*, 1968). Была обоснована синонимичность *Dvinia prima* и *Permocynodon sushkini*, и описана морфология черепа. Семейство *Dviniidae* было включено в состав инфраотряда *Procynosuchia*, в надсемейство *Procynosuchoidea*, согласно схеме А. Бринка (*Brink*, 1963). В дальнейшем (Татарин, 1974) ранг *Dviniidae* был повышен до надсемейства, а затем ранг *Procynosuchia* – до подотрядного. В последней по времени работе Татарина (2009) отказался от разделения подотряда *Procynosuchia* на надсемейства.

Применение новых химических методик препарирования позволило выявить много интересных особенностей и внести важные дополнения и коррективы в наши знания по морфологии черепа этой необычной для пермских представителей *Cynodontia* формы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 11-04-01055-а.

Для описания использованы материалы по *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, хранящиеся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН): голотип ПИН, № 2005/2465, предглазничная часть черепа; экз. ПИН, № 2005/2469, почти полный череп, голотип *Permocynodon sushkini*; экз. ПИН, № 2245/237, часть правой щечной области черепа. Все образцы происходят из местонахождения Соколки (Архангельская обл., Котласский р-н; верхняя пермь, татарский отдел, вятский ярус).

Поскольку череп *D. prima* неоднократно был описан и изображен (см. Sushkin, 1929; Сушкин, 1935; Конжукова, 1946а, б; Татарин, 1968, 1974), можно ограничиться характеристикой лишь наиболее важных особенностей строения, отметив те, которые не были известны или были описаны не-

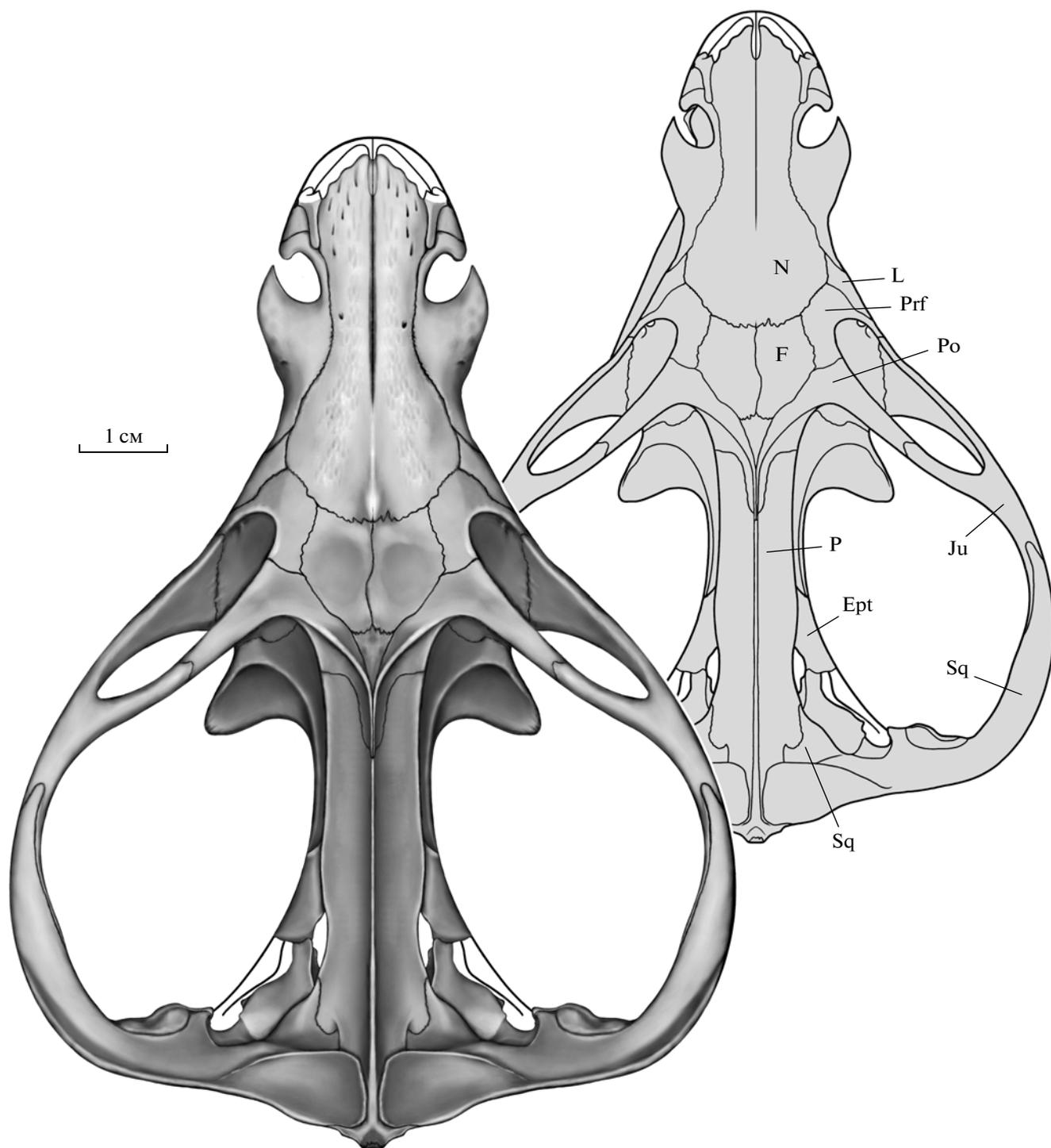


Рис. 1. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, череп, вид сверху, реконструкция по голотипу ПИН, № 2005/2465 и экз. ПИН, № 2005/2469. Обозначения: Ept – epipterygoideum; F – frontale; Ju – jugale; L – lacrimale; N – nasale; P – parietale; Po – postorbitale; Prf – praefrontale; Sq – squamosum.

верно. Общие соотношения костей хорошо видны на изображениях (рис. 1–3). Череп примечателен сочетанием узкой и длинной предглазничной части, больших орбит, широко расставленных скуловых дуг и далеко проходящих вперед височных

окон (рис. 1, 2). Орбиты крупные, и их плоскости заметно направлены вперед (среди примитивных форм положение орбит схоже у *Platycraniellus*: Abdala, 2007). Этот эффект достигается отгибанием латерально орбитальной области и скуловых

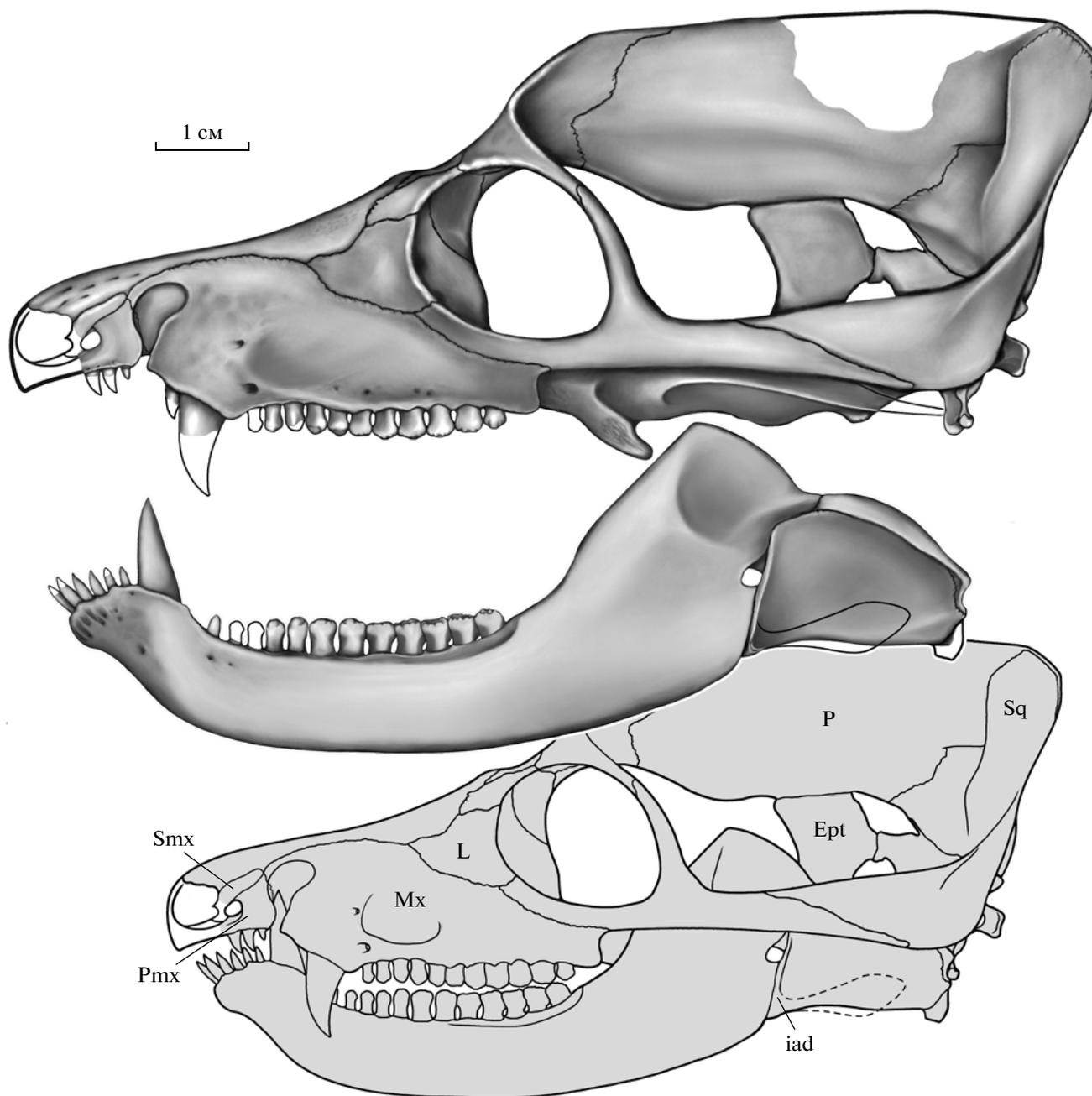


Рис. 2. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, череп, вид сбоку, реконструкция по голотипу ПИН, № 2005/2465 и экз. ПИН, № 2005/2469. Обозначения: iad-incisura angularis ossis dentalis; Mx – maxillare; Pmx – praemaxillare; Smx – septomaxillare. Остальные обозначения см. рис. 1.

дуг. Передний край височных окон доходит почти до уровня середины орбит, тогда как у всех остальных примитивных форм он находится позади орбит. Вследствие этого сокращена длина лобной кости, она составляет около трети длины носовой, против обычной для цинодонтов половины. Сагиттальный шов между *nasalia* и *frontalia* на дорсальной поверхности сильно облитерирован, но сохранился на вентральной стороне.

От праемаксиллярия сохранились только задние части, с тремя последними резцами и дополнительным очень маленьким зубом на передней стенке окна нижнего клыка. Судя по диаметрам сохранившихся, было не менее шести резцов. Задний край лицевой пластины предчелюстной кости не доходит до переднего края верхнечелюстной кости, вследствие чего яма нижнего клыка частично открыта латерально, и шовное соединение между

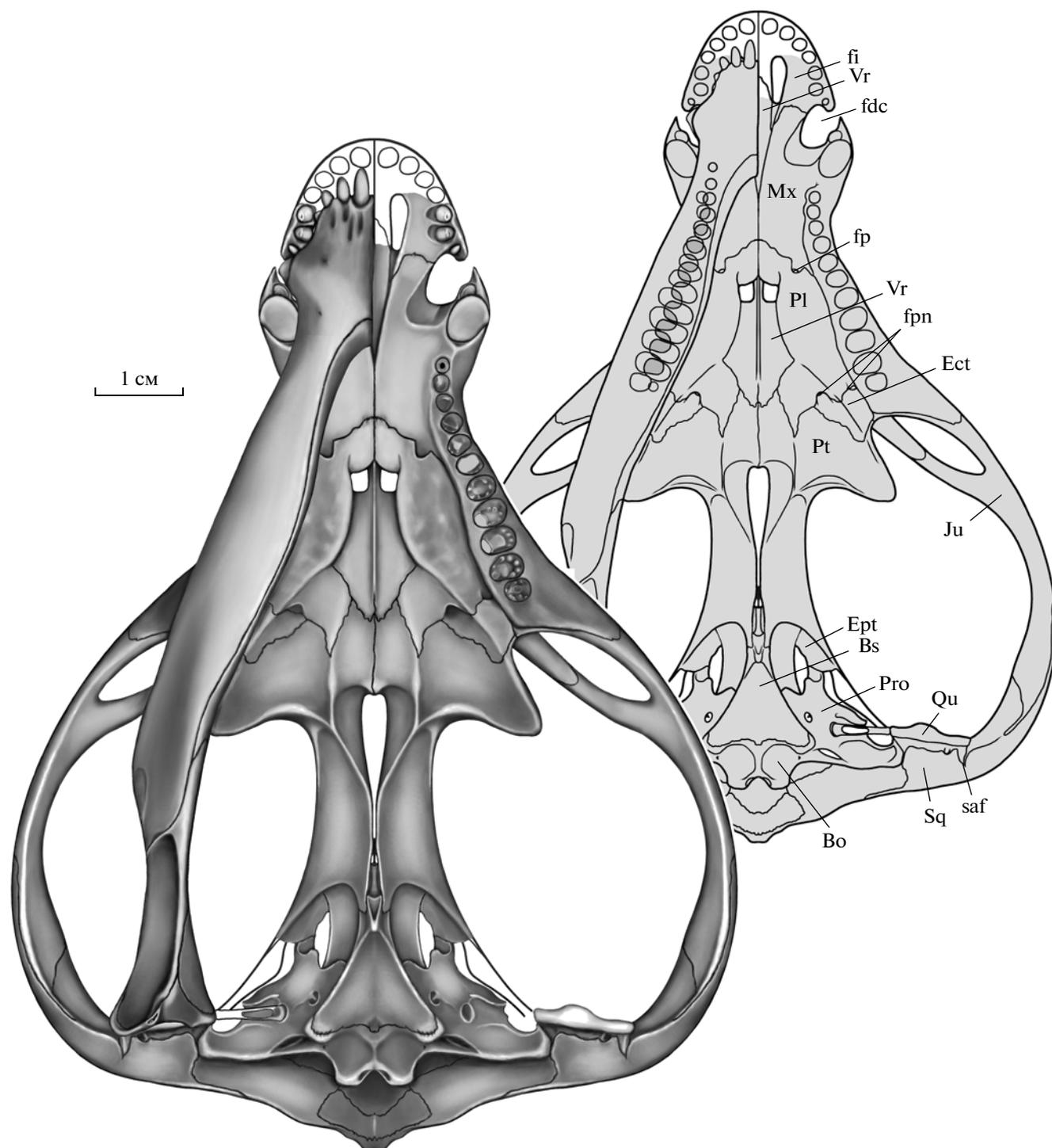


Рис. 3. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, череп, вид снизу, реконструкция по голотипу ПИН, № 2005/2465 и экз. ПИН, № 2005/2469. Обозначения: Bo – basioccipitale; Bs – basisphenoideum; Ect – ectopterygoideum; fdc – fossa dentia canini inferioris; fi – foramen incisivus; fp – foramen palatinum; ffn – foramina palato-nasalis; Pl – palatinum; Pro – prooticum; Pt – pterygoideum; Qu – quadratum; saf – incisura subapsida; Vr – vomer. Остальные обозначения см. рис. 1, 2.

костями имеется только над этой щелью и по внутренней стенке ямы. Стенка ямы образована спереди предчелюстной костью, сверху, сзади и изнутри – верхнечелюстной. Внутренняя стенка

перекрыта изнутри широкой вертикальной пластинкой (рис. 4: lpp) предчелюстной кости. Эта пластинка проходит по внутренней поверхности верхнечелюстной кости назад, до узкого входа в

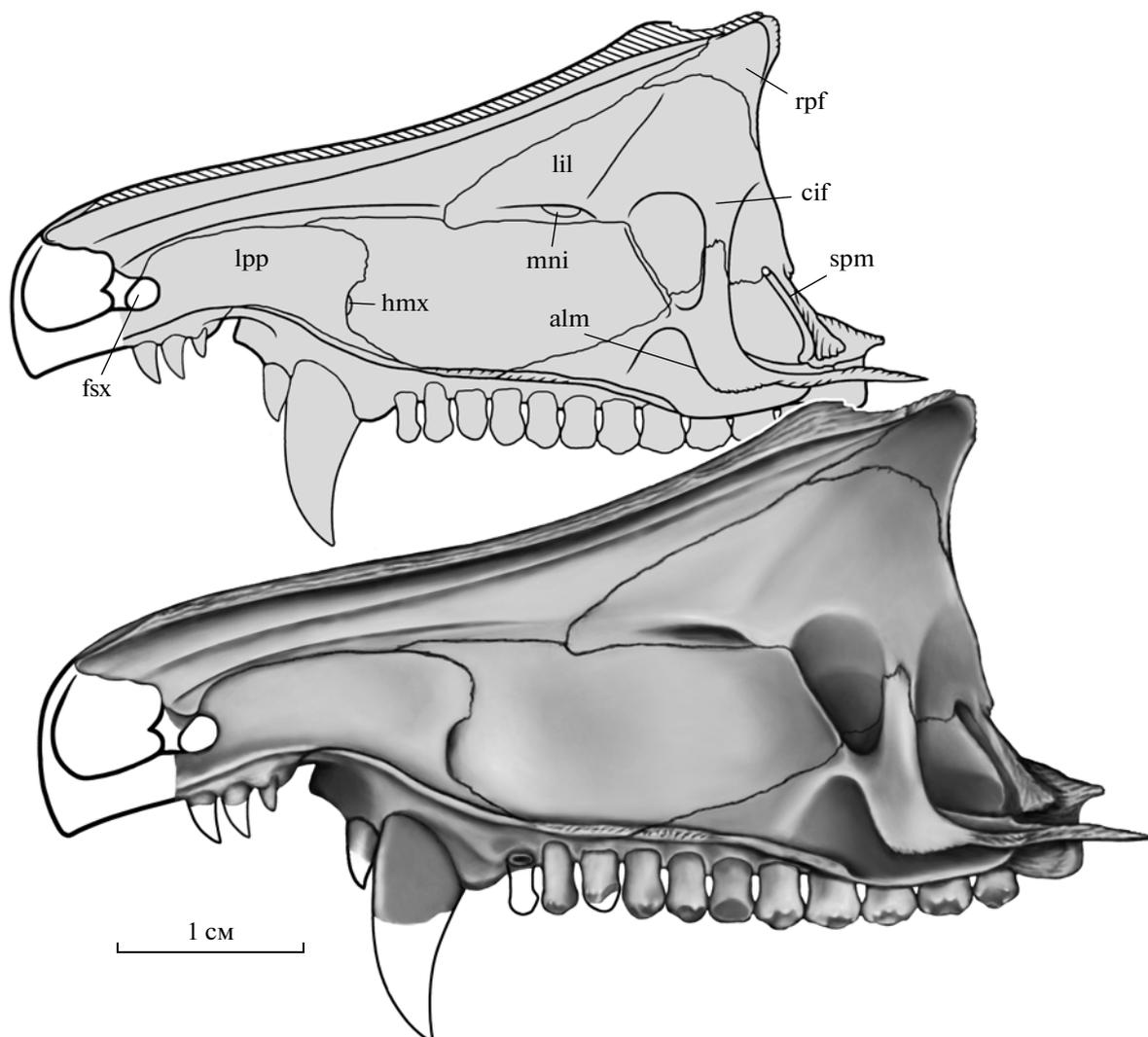


Рис. 4. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, левая часть носовой полости изнутри, реконструкция по экз. ПИН, №№ 2005/2469, 2245/237. Обозначения: alm – ala maxillaris ossis palatini; cif – crista infralacrimalis ossis lacrimalis; fsx – foramen septomaxillaris; hmx – hiatus maxillaris; lil – lamina interna ossis lacrimalis; lpp – lamina posterior ossis praemaxillaris; mni – meatus nasalis inferior; rpf – recessus praefrontalis; spm – sulcus palatinus major.

sinus Highmori, и поднимается вверх, контактируя с nasale на интракраниальной поверхности. Схожее строение предчелюстной кости у тероцефала *Moschowhaitsia* (см. Ivakhnenko, 2011, с. 1057, рис. 18a), но lamina posterior развита у *Dvinia* сильнее.

Наружная поверхность лицевой пластины верхнечелюстной кости выступает латерально в области альвеолы верхнего клыка, и вогнута позади нее, где расположено крупное овальное вдавление с гладкой поверхностью. Эта впадина интерпретируется (Татаринов, 1976, с. 144) как возможное место расположения железистого поля. Поверхность выступающей части покрыта слабыми ямками, аналогичными ямкам в данной области, например, у тероцефалов (Ivakhnenko, 2011) – возможно, следами крупных лукович вибрисс и их

кровеносных лакун. Однако сети мелких сосудистых отверстий и связывающих их анастомозных желобков здесь не заметно, но имеются два крупных отверстия – одно непосредственно перед вдавлением “железы”, второе несколько ниже (рис. 2). Небные пластины верхнечелюстных костей обходят латерально узкое и длинное резцовое отверстие, и на уровне примерно передних буккальных зубов смыкаются по медиальной линии, сзади контактируя с пластинами небных костей (рис. 3).

Полость гайморовой пазухи (sinus maxillaris, sinus Highmori) небольшая, с узким входом (hiatus maxillaris, рис. 4: hmx) сразу же позади lamina posterior предчелюстной кости. Носовая полость (рис. 4) заметно отличается от таковой *Therocephalia* (см. Van den Heever, 1994; Sigurdson, 2006; Ivakh-

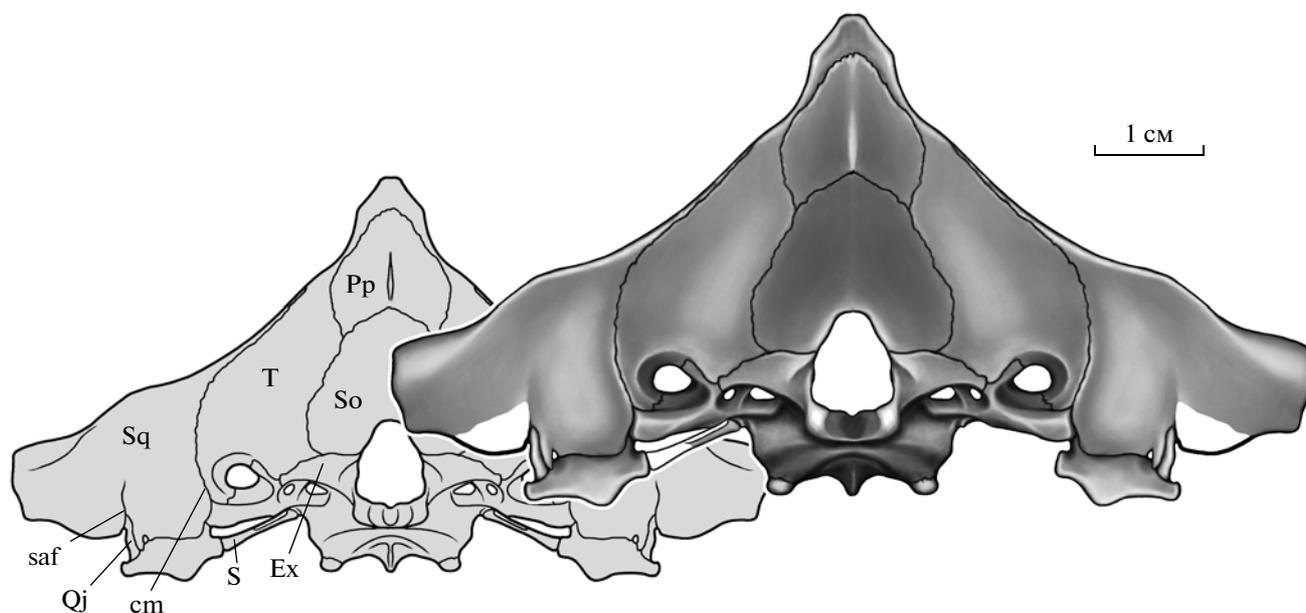


Рис. 5. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, затылочная поверхность черепа, реконструкция по экз. ПИН, № 2005/2469. Обозначения: cm – crista mastoidea; Ex – exoccipitale; Pp – postparietale; Qj – quadratojugale; S – stapes; So – supraoccipitale; T – tabulare. Остальные обозначения см. рис. 1, 3.

penko, 2011). По внутренней поверхности верхнего края *nasale*, переходя на *frontale*, идет тонкий верхний гребень, *crista ethmoidalis*. Нижняя поверхность гребня заостренная, со следами прикрепления, видимо, этmoidной мембраны. Несколько ниже проходит второй гребень, *crista conchalis*. Обонятельный проход между гребнями приводит в обширную полость, ограниченную гребнями *cris-tae infralacrimalis* (рис. 4: cif) слезной и небной костей, задне-верхний край образует вогнутый *recessus praefrontalis* (рис. 4: rpf). *Crista conchalis* переходит на интракраниальную поверхность *lacrimale*. Внутри гребня проходит канал слезного протока, начинающегося двумя коническими отверстиями на передней стенке орбиты и открывающегося узкой слезной щелью, *meatus nasalis inferior* (рис. 4: mni). Носоглоточный проход ограничен сзади крылом небной кости (рис. 4: alm) и открывается в хоану. Наличие *crista conchalis*, разделяющего носовую полость на верхний, обонятельный тракт, и нижний, дыхательный, интерпретируется (см. Hillenius, 1994; Sigurdson, 2006) как возможное указание на развитие теплокровности.

Сошники срастаются почти на всем протяжении, кроме передней части ростра. Небные кости образуют широкие палатинальные фланги, смыкающиеся между собой в передней четверти. На контакте фланга с небной пластиной максиллы имеется отверстие *for. palatinum majus*. Еще два отверстия расположены между *maxillare*, *palatinum* и *ectopterygoideum* и между *palatinum* и *ectopterygoideum* (рис. 3: fpn). Это выходные отверстия а. *palatina descendens*, ее нисходящей ветви а. *sphenopar-*

latina, входящей в инфраорбитальное отверстие в дне глазницы и проходящей по каналу *sulcus palatinus major* (рис. 4: spm).

Почти на всем протяжении палатинальный фланг небной кости заметно утолщен, несколько опущен вниз и имеет неровную нижнюю поверхность. Возможно, здесь прилегали утолщенные ткани мягкого вторичного неба, перекрывавшие снизу желоб носоглоточного прохода. Латерально желоб прохода ограничен гребнями на вентральной поверхности *pterygoidea*. Крышу прохода образовывала мембрана, закрывавшая широкую межптеригоидную щель. Позади щели базикраниальные отростки птеригоидов сходятся, охватывая с боков ростр базисфеноида и образуя длинные плоские базикраниальные отростки. Птеригоидные фланги (*cris-tae transversalis*) развиты хорошо, с почти гладкими поверхностями прилегания нижних челюстей. На каудальном краю вентральной поверхности *processus basicranialis* находится широкий, открытый медиально желоб, *sulcus epipterygoideus*, в который входит *basis epipterygoideus*. Квадратные ветви птеригоидов не сохранились.

Epipterygoideum широкое, его пластина латерально изогнута, верхний край входит в площадку *sutura sphenoparietalis* на *angulus parietalis*. Нижний край боковой поверхностью ложится в *sulcus epipterygoideus* и выполняет базиптеригоидное сочленение, налегая сверху на плоский базиптеригоидный отросток *basisphenoideum*. Пластина *eip-ter-ygoideum* расположена в одной плоскости с передним краем *lamina anterior ossis prootici*, и в

нижней части глубоко вырезана краем *fenestra trigemini*.

В связи с сильным развитием теменного гребня *parietalia* срастаются по всей длине, теменное отверстие отсутствует, хотя на вентральной поверхности сохраняется глубокое округло-коническое вдавление. Позади него теменные кости образуют верхний свод мозговой полости, и здесь сагиттальный шов различим. Над областью ушной крыши вентральная поверхность *parietalia* поднимается вверх, образуя переднюю и боковые стенки глубокого конического *recessus tecti synotici* для хрящевой части *processus ascendens tecti synotici*. Заднюю стенку полости образуют срастающиеся *postparietalia*. По их сагиттальной линии проходит вертикальный гребень *crista nuchalis sagittalis*, разделяющий вдавления фасций мускулов (рис. 5). Верхний край образует лямбдовидный шов с опущенными задними краями *parietalia*. Над швом расположена площадка для выйной связки (*ligamentum nuchae*). Нижний край кости слегка утолщен, образуя нижнюю выйную линию. Большая пластина *tabulare* образует крышу задневисочного канала, огибает его латеральную стенку, частично подстилает нижнюю, но не доходит до медиальной стенки канала, ограниченной *supraoccipitale*. Нижне-наружный край кости, *crista mastoideus*, отогнут назад и прикрывает медиально *processus mastoideus*, латерально закрытый одноименным флангом *squamosum*.

На затылочной поверхности *squamosum* образует фланг (*ala caudalis*), заднюю стенку *fossa quadratica*. Латерально фланг образует стенку узкой щели (рис. 5: *saf*), рудимент субапсидной вырезки (*incisura subapsida*: Ivakhnenko, 2003). Задний край височной ямы выстилают тонкие пластинки *ala perioticis squamosum*. Верхняя, *pars parietalis* (рис. 6, *b*: *app*), перекрывает *angulus parietalis*, нижняя, *pars synoticus* (рис. 6, *b*: *aposp*) — боковую часть *supraoccipitale*, образуя крышу *canalis posttemporalis*. Пластинки разделены узким вертикальным гребнем, видимо, задним краем желоба затылочной вены. *Quadratum* и *quadratojugale* соединены в *complexus quadrato-quadratojugalis* — QQJ-комплекс (Ivakhnenko, 2005, с. 418). Строение его мало отличается от типичного для всех примитивных цинодонтов (см. *Procynosuchus*: Kemp, 1979; *Thrinaxodon*: Luo, Crompton, 1994; *Platycraniellus*: Abdala, 2007). Комплекс входит слабо выпуклой задней поверхностью в *fossa quadratica* на *ala caudalis ossis squamosi*, медиальную стенку ямы образует передне-боковой край *processus paroccipitalis*. Высокий *processus ascendens* пластинки *quadratojugale* в верхней части слегка отходит от *quadratum*, и между ними входит вертикальный гребень на поверхности *ala caudalis*. Суставный мышелок хорошо подразделен на более выпуклый *condylus lateralis* и относительно тонкий, цилиндрический *condylus medialis*.

От *stapes* (рис. 5) сохранилась только часть основания и часть постеро-дорсальной (*crus posterius*) ножки. Утверждение Татаринова (1974) о том, что *stapes* у *Dvinia* не достигал *quadratum* и имел хрящевое продолжение, не может быть проверено, поскольку вся дистальная часть кости отсутствует.

В этмоидной области окостеневает только *basisphenoidium*. Неясно, на чем основано описание и изображение (Татаринов, 1968, рис. 5) сфенэтмоидного комплекса (пресфеноид, мезэтмоид и орбитосфеноиды), поскольку никаких следов костей не обнаружено ни у экз. ПИН, № 2005/2465, ни у голотипа. Как и у большинства известных цинодонтов, они не окостеневали и, судя по окружающим костным структурам, были мембранизированы.

Базисфеноид узкий в базиптеригоидной части, расширяется в области базисфеноидных крыльев, подстилающих площадки (*impressio prooticalis*) приращения *prootica*. Сфено-окципитальные бугры (*tuberculi basillare*) слабо развиты, пологие. Базиптеригоидные отростки плоские и длинные (рис. 6, *a*: *pb*) с тонкими верхними поверхностями, к которым прилегают нижние края эпиптеригоидов. Ростр (рис. 6: *rs*) круто поднимается вверх и затем проходит вперед. Его верхняя поверхность зауженная и выпуклая, возможно, соответственно дну мембранных этмоидных структур. Тонкий гребень проходит от основания ростра до неглубокой округлой питуитарной ямки, в дне которой открываются выходные отверстия внутренних сонных артерий. Спинка седла (рис. 6, *a*: *cs*) очень низкая. Внутренние сонные артерии входят в базисфеноид несколько позади питуитарной ямки, у оснований базисфеноидных крыльев (рис. 6, *b*: *fc1*). На вентральной поверхности кости позади оснований базиптеригоидных отростков находится небольшой и короткий вентральный киль (рис. 6, *b*: *cr*).

Элементы ушного (*synoticum*, *opisthotica*, *prootica*) и затылочного колец (*basioccipitale*, *supraoccipitale*, *exoccipitalia*) срастаются в единую *perioticum*, следы швов заметны только в верхней части *exoccipitalia* на затылочной поверхности (рис. 5). В общем плане строение *perioticum* достаточно типично для примитивных цинодонтов. Основные отличия (рис. 6), например, от *Procynosuchus* (ср. Kemp, 1979, рис. 13, 16) заключаются в пропорционально большей высоте мозговой коробки, и, соответственно, меньших относительных размерах *fenestra ovalis*, наличии крупного овального отверстия на стыке швов *epipterygoideum*, *parietale* и *prooticum*, и неокостенения медиальной стенки *cavum epiptericum*. Комплексный характер верхней затылочной кости (срастание *tectum synoticum* и *tectum posterius*) заметен вследствие выраженного двойного подразделения полости на вентральной поверхности *parietalia* для их неокостеневавших восходящих отростков (рис. 6, *a*: *rts*).

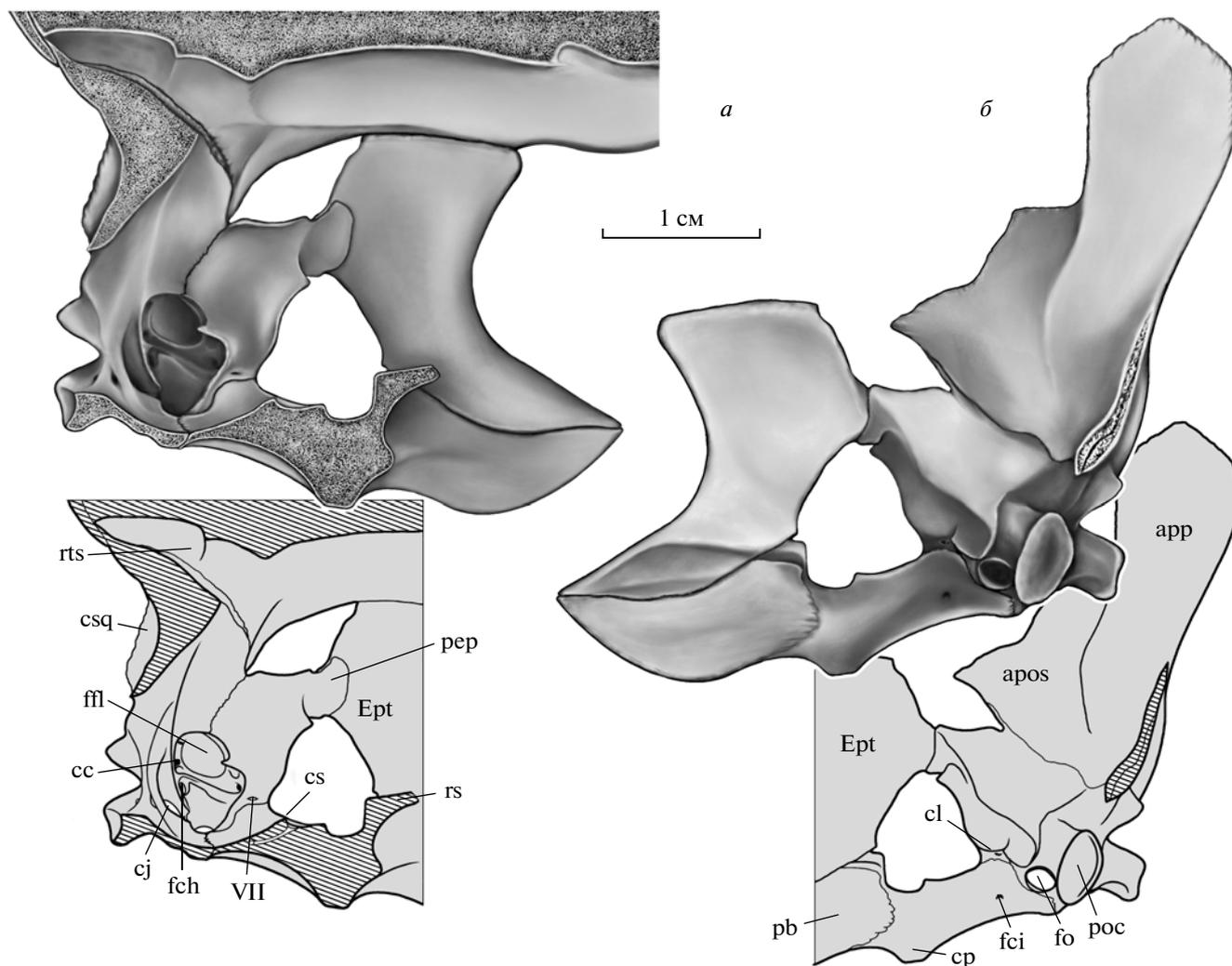


Рис. 6. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, мозговая коробка, реконструкция по экз. ПИН, № 2005/2469: *а* – левая сторона изнутри, *б* – то же, снаружи. Обозначения: *apoc* – *ala perioticalis, pars synoticus ossis squamosi*; *app* – *ala perioticalis, pars parietalis ossis squamosi*; *cc* – *crus osseum commune*; *cj* – *canalis jugularis*; *cl* – *crista lateralis*; *cp* – *crista sphenoidalis*; *cs* – *crista sellaris*; *csq* – *crista mastoidea ossis squamosi*; *fch* – *fenestra cochleae*; *fci* – *foramen canalis carotici*; *ffl* – *fossa floccularis*; *fo* – *foramen ovale*; *pb* – *processus basipterygoideus ossis basisphenoidei*; *pep* – *processus epipterygoideus*; *poc* – *processus paroccipitalis*; *rs* – *rostrum basisphenoideale*; *rts* – *recessus tecti synotici ossis parietalis*; VII – *foramen nervi facialis VII*. Остальные обозначения см. рис. 1.

Lamina anterior окостеневает только в верхней части. Пластина лежит полностью в плоскости *eipterygoideum* и заходит на его внутреннюю поверхность (рис. 6, *а*: *pep*), выполняя верхнюю часть латеральной стенки *savum eiptericum*. Верхний край *lamina anterior* несколько отогнут внутрь, подстилая снизу крупное овальное отверстие (возможно, средней мозговой вены), ограниченное сверху гладким краем *angulus parietalis*, и спереди загнутым внутрь краем *eipterygoideum*. Ниже *processus eipterygoideus* передний край *lamina anterior* полого отгибается внутрь, образуя часть задней стенки *savum eiptericum*, в нижней части утолщается и контактирует с базикраниальным гребнем базисфеноида позади *dorsum sellae*. Здесь находит-

ся небольшое овальное вдавление с двумя отверстиями, открывающееся в сторону *savum eiptericum* и, видимо, связанное с ветвями *n. facialis* (рис. 6, *а*: VII). Прохождения этой части вперед, до уровня базиптеригоидных отростков, вопреки данным Татаринова (1968), нет. Фактически вся медиальная стенка *savum eiptericum* не окостеневает, и, судя по тонким краям окружающих костей, могла быть образована мембраной.

Овальное окно (рис. 6, *б*: *fo*) окружено невысоким валиком, оно расположено довольно высоко над телом *basioccipitale*, срастание костей в этой области не позволяет установить его действительное костное окружение. Над овальным окном проходит глубокий желоб, видимо, боковой вены го-

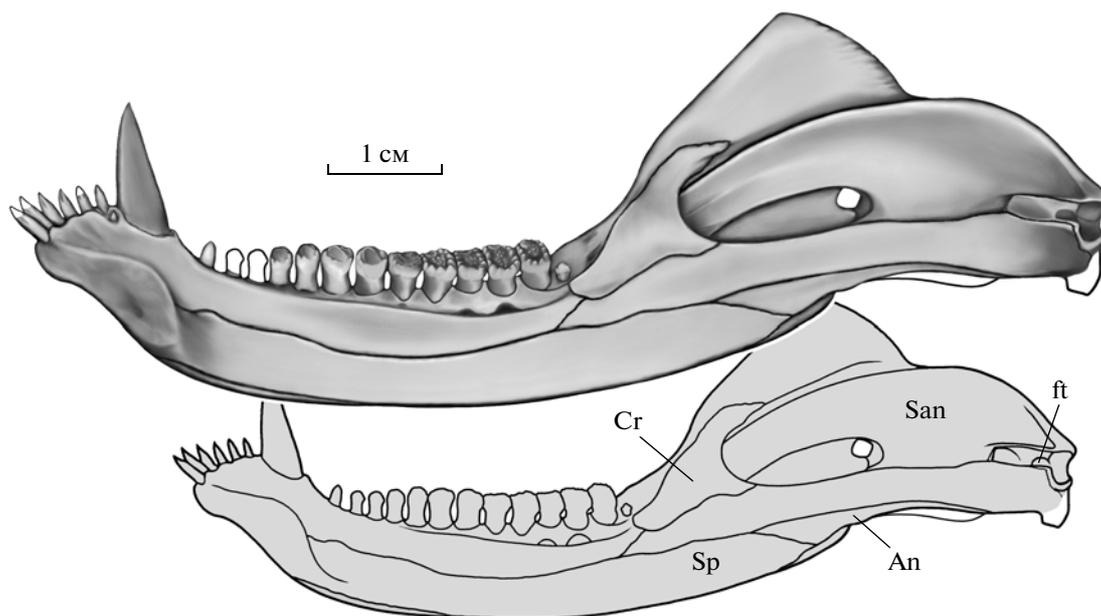


Рис. 7. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, нижняя челюсть, правая ветвь, лингвально, реконструкция по экз. ПИН, № 2005/2469. Обозначения: An – angulare; Cr – coronoideum; ft – fossa tympanica; San – supraangulare; Sp – spleniale.

ловы, ограниченный сверху коротким сильным гребнем (рис. 6, б: cl). Массивный и длинный парокципитальный отросток (рис. 6, б: roc) образует дно *canalis posttemporalis* и медиальную стенку *fossa quadratica*.

Вся медиальная стенка внутреннего уха не окостеневает. Полость *vestibulum* слабо разделена тонким гребнем *crista vestibuli* на верхнюю овальную (*recessus ellipticus*) и нижнюю округлую (*recessus sphaericus*) части, что, возможно, соответствует разделению мембранного лабиринта на *utricleus* и *sacculus*. Над утрикулярной частью глубоко вдается широкая *fossa floccularis* (рис. 6, а: flf), которую огибает вскрытая *scura ossea* переднего канала. Позади флоккулярной ямы канал сливается с *canalis semicirc. posterior* и образует короткий *scus osseum commune* (рис. 6, а: cc), открывающийся отверстием в задне-верхнем углу *fossa utricularis vestibuli*. Под этим отверстием находится удлиненное вдавление *scus ossea ampullaria* и отверстие *canalis semicirc. posterior*, а несколько ниже отверстие *scus osseum simplex can. semicirc. lateralis*. Этот канал открывается во вдавление *ampulla ossea*, расположенное непосредственно ниже *orificium ampullae can. semicirc. anterior*. В нижней части саккулярной области *vestibulum* открывается большое овальное окно, несколько сзади и выше находится узкое отверстие *fenestra cochleae* (рис. 6, а: fch), отделенное от выхода *canalis jugularis* высоким гребнем. Кохлеарное окно открывается в широкий *canalis jugularis* (рис. 6, а: sj), с отверстиями IX–XI черепномозговых нервов. В передней стенке *vestibulum* никаких

заметных углублений, которые можно было бы связать с развитием *recessus lagenaris*, не наблюдается.

Затылочный мышцелок узкий, полулунной формы, охватывает нижний край *foramen magnum*. Плотное срастание костей в этой области не позволяет установить соотношение участия в составе мышцелка *basioccipitale* и *exoccipitalia*.

Обе части ветви нижней челюсти (дентальная и постдентальная) прочно скреплены между собой посредством шовного контакта нижнего края *coronoideum* и передней части верхнего края *praearticulare* (рис. 7). Ветви челюсти не срастаются в симфизной области, но симфизная площадка, в состав которой входят и *splenialia*, широкая и удлиненная. На лабиальной поверхности зубной кости развиты немногочисленные, но относительно крупные отверстия. Желобка – отпечатка губной мускулатуры в районе подбородочного выступа (Татаринов, 1967, 1974) не замечено. Венечный отросток ниже, чем у *Thrinaxodon* (Fourie, 1974), но более высокий, чем у *Procynosuchus* (Brink, 1951). Его мускульная площадка (место прикрепления *m. masseter profundus*: Crompton, 1963) широкая и занимает всю верхнюю часть венечного отростка, не менее, чем у *Thrinaxodon*. На заднем краю *dentale*, у основания короноидного отростка, имеется вырезка (*incisura angularis*, рис. 2: iad), ограниченная сзади *angulare*. Через это отверстие могли проходить лицевые сосуды, поскольку в топографически схожей позиции, огибая *ramus mandibularis*, у млекопитающих проходит сплетение *art. facialis*. Аддукторная яма между *supraangulare* и *praearticulare* узкая и глубокая, спереди ее ограничивает тонкий

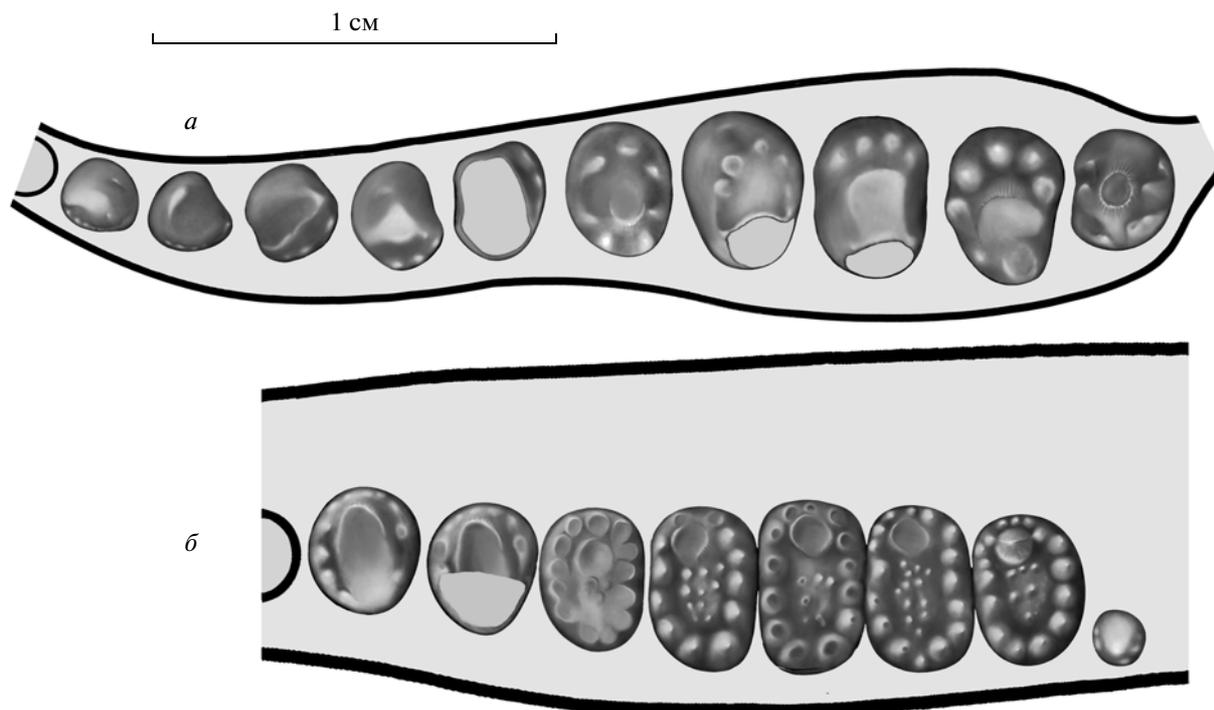


Рис. 8. *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, окклюзионные поверхности буккальных зубов, реконструкция по голотипу ПИН, № 2005/2465 и экз. ПИН, №№ 2005/2469, 2245/237: *а* — левый верхнечелюстной ряд (второй—одиннадцатый зубы), *б* — левый нижнечелюстной ряд (шестой—тринадцатый зубы).

coronoideum. Никаких следов передней венечной кости, отмеченной Татариновым (1974), не обнаружено. Неясно, на чем основано утверждение Татаринова (1968, 1974) о наличии специального контакта между надугловой и квадратоскуловой костями. Этот регион поврежден на обеих сторонах черепа экз. ПИН, № 2005/2469, и нельзя изучить детали строения *quadratojugale*, однако достаточно хорошо сохранилась область задне-наружных краев сочленовных и надсочленовных костей, не несущих никаких особых следов сочленения. Как у большинства групп тероморфов, *complexus quadrato-quadratojugalis* своим наружно-передним краем упирается в высокую стенку, образованную задним краем *articulare*, иногда очень высокую (ср. Ivakhnenko, 2008, рис. 21). У всех известных форм этот контакт осуществляется высоким латеральным мышелком *quadratum*. У *Dvinia* в этом районе шов между *articulare* и *supraangulare* облитерирован, поэтому неизвестно, какая из этих костей образует стенку, а поверхность *QQJ*-комплекса повреждена, и нельзя установить, участвовало ли *quadratojugale* в этом контакте.

Периангулярная полость на наружной поверхности *angulare* очень большая, округлая, сверху ее ограничивает нависающий гребень края *supraangulare*, а спереди тонкий гребень основания *ala angularis* (рис. 2). Сам лепесток отломан, однако в нижней части гребня основания имеется след сло-

ма, судя по которому, *ala angularis* был очень тонким (пунктиром реконструирован на рис. 2). Видимо, вся периангулярная полость соответствовала верхней части (*fissura externa*) примитивных форм (см. Ивахненко, 2003). Верхне-передний край *spleniale* на лингвальной поверхности несет заметную ямку, ограниченную сверху узким гребешком. Можно предположить, что наличие этой структуры говорит о дифференциации межчелюстной мускулатуры, и топографически положение структуры очень схоже с местом прикрепления депрессорной мускулатуры млекопитающих. Суставная впадина *articulare* узкая, почти не подразделена на латеральную (*savum articularis*) и медиальную (*savum infraarticularis*) части. Впереди суставной впадины, на поверхности *articulare*, в месте перехода латеральной части в медиальную, имеется широкая коническая депрессия, глубокая кзади и латерально, но пологая впереди и медиально (рис. 7: *ft*). Подобная полость отмечена для *Theroscephalia* (Ivakhnenko, 2011) и интерпретируется как нижнелатеральная часть полости среднего уха, окружавшей *stapes*. Ретроартикулярный отросток не сохранился, судя по основанию, был тонким и узким.

Челюстные зубы хорошо дифференцированы, с широкими коронками буккальных зубов (рис. 8). Зубная формула верхней челюсти I 7(?) / Prc 1 / C 1 / Pс 11, нижней I 6 / C 1 / Pс 13. Резцы почти цилиндри-

дрические, с уплощенными лингвальными площадками, ограниченными заостренными кантами и покрытыми тонкими гребешками. Клыки массивные, с овальными основаниями и хорошо выраженной уплощенностью по лингвальной поверхности. На верхней челюсти хорошо развит один относительно крупный предклыковый зуб. Коронка первого заклыкового не сохранилась. Три последующих зуба (рис. 8, а) округлые в основании, тупоконические, сильно стертые лингвально антагонистами. Пятый зуб со слегка овальным основанием, хорошо развитым массивным главным бугром, с лингвальной стороны заметны три придаточных бугорка. Шестой зуб сильно поврежден, но хорошо видно, что цингулом с крупными придаточными (акцессорными) бугорками распространяется и на лабиальную сторону коронки. Главная вершина седьмого зуба практически до основания косо лабиально стерта антагонистом и окружена тремя придаточными бугорками с лингвальной стороны и четырьмя с лабиальной, с заметно увеличенными промежутками на передней и задней сторонах коронки. Последующие восьмой — десятый зубы отличаются еще более удлиненными поперечно основаниями и увеличением числа лабиальных бугорков до четырех (восьмой и девятый) и пяти (десятый). Одиннадцатый зуб небольшой, округлый в основании, с беспорядочно расположенными по переднему и заднему краям коронки тремя—четырьмя бугорками. На сохранившемся основании главного бугра у трех последних зубов заметна мелкая продольная струйчатость. Надо заметить, что в верхнечелюстном ряду поперечное удлинение овала основания проходит очень постепенно, поэтому даже условно нет смысла делить ряд на “предкоренные” и “коренные”.

Намного сложнее устроены коронки нижнего ряда (рис. 8, б). Заметно, что придаточные бугорки здесь обычно несколько мельче и многочисленнее, чем на верхних зубах. К сожалению, коронки от первого до пятого зубов не сохранились. Уже у округлых в основании коронок шестого и седьмого зубов по круговому цингулому расположено не менее 12 относительно мелких бугорков (точное число указать затруднительно вследствие стирания коронок по лабиальной поверхности). У восьмого зуба основание коронки расширяется, главная вершина становится заметно меньше по диаметру и несколько смещается лабиально. Между вершиной и лингвальными придаточными бугорками появляются пять мелких дополнительных бугорков, расположенных беспорядочно. У следующих девятого — десятого зубов главная вершина становится еще меньше и сильнее смещается лабиально, а число дополнительных бугорков увеличивается до восьми — десяти. При этом придаточные бугорки становятся заметно мельче с лабиальной стороны. Так же устроен одиннадцатый зуб, лишь число

придаточных бугорков увеличивается до 16, а дополнительных — до 12. Двенадцатый зуб имеет не стертую главную вершину, 16 придаточных бугорков (более мелких с лабиальной стороны) и шесть мелких дополнительных бугорков. Последний зуб очень маленький, конический, но с пятью небольшими акцессорными бугорками с лингвальной стороны. На нижней челюсти появление поперечного удлинения оснований коронок хорошо выражено между седьмым и восьмым зубами, намечая возможное деление на “предкоренные” и “коренные”. Утверждение Татаринова (1974) о том, что окклюзия зубов у *Dvinia* полностью отсутствовала, явно не подтверждается. При точной постановке нижней челюсти (схема на рис. 3) видно, что два передних заклыковых нижней челюсти расположены конутри от резко выдвинутого латерально верхнего клыка, три последующих зуба могли лишь соприкоснуться с верхними наружными краями, тогда как следующие, располагаясь примерно между соответствующими верхнечелюстными, перекрывались коронками до уровней главных вершин, что и вызывало интенсивное стирание вершин антагонистами. Такая окклюзия формировала наличие многобугорчатых зубных плоскостей, явно предназначенных для раздавливания относительно крупных объектов, не вызывавших заметного стирания поверхностей дополнительных бугорков. С этим согласуется сильное развитие височных мышц и наличие только вертикальных движений челюстей. Видимо, для *Dvinia* можно предполагать омнифагию (фруктификации, крупные членистоногие). Цинодонты являются относительно наземной по образу жизни группой, не характерной для водных экотопов Восточной Европы. Поэтому остатки позднепермских цинодонтов очень редки на этой территории (Ивахненко, 2012). Возможно, находка трех экземпляров в местонахождении Соколки (руслового генезиса) в сочетании с отсутствием здесь других форм, может говорить о приводном образе жизни этого цинодонта. *Dvinia* входила в акцессорный слой Соколовского фаунистического сообщества (см. Ivakhnenko, 2011). Время его существования соответствует Соколовскому фаунистическому субкомплексу, первой половине вятского века татарской эпохи поздней перми, конец *Wuchiapingian* — *Changhsingian* (приблизительно зоны *Cistecephalus* — *Dicynodon* Южной Африки).

Систематическое положение рода *Dvinia* пока неоднозначно. Вызвано это сочетанием примитивной конструкции (большое число резцов, сохранение предклыкового зуба, сохранение большого межптеригоидного отверстия и т.д.) с развитием ряда “прогрессивных” особенностей (расширение височного окна, развитие теменного гребня и закрытие теменного отверстия, необычное строение предчелюстной кости, усложнение буккальных зубов, редукция ангулярного лепест-

ка). Анализ имеющихся данных по наиболее важным признакам (развитие вторичного неба, челюстной мускулатуры, зубного аппарата) примитивных групп цинодонтов (см. Brink, 1951; Estes, 1961; Fourie, 1974; Kemp, 1979; Battail, 1991; Botha et al., 2007; Abdala, 2007; Ивахненко, 2012 и др.) позволяет построить пока очень предварительный сценарий их начальной эволюции. Мелкие примитивные насекомоядные формы Procynosuchidae (Charassognathus, Novocynodon: средняя — начало поздней перми) в поздней перми приобретают более эффективные, дробящие вязкий хитин зубы (Procynosuchus). На этом уровне могли обособиться мелкие хищники Galesauridae (Cynosaurus, поздняя пермь: режущие зубы без цингулюма, сохранение незамкнутого неба), мало изменившиеся в раннем триасе (Galesaurus, Progalesaurus). В раннем триасе, видимо, при дефиците среднего универсального хищника, эта линия развития могла привести к формированию удачной конструкции (с закрытым небом) относительно крупного, долго существовавшего хищника Cynognathus (ранний — средний триас). В поздней перми формировались и омнифаги растительноядного направления, с выработкой закрытого неба и усилением аддукторной мускулатуры (Nanictosaurus, Platycraniellus, Sludica), хотя близкие к ним, но относительно примитивные формы сохранились и в раннем триасе (Thrinaxodon). Как предельная специализация в направлении растительноядного омнифага может рассматриваться Dvinia.

Разумеется, эти направления эволюции примитивных цинодонтов вряд ли могут быть реконструкциями реальных филумов, скорее только намечают стадии морфологических преобразований. Например, Dvinia является, видимо, эндемиком Восточной Европы и могла формироваться независимо (от примитивных форм типа Sludica). Наличие параллелизмов в развитии примитивных цинодонтов не подлежит сомнению (см., например, Kemp, 1979). Безусловно, эта сложная картина морфогенеза связана с первичной радиацией цинодонтов в конце перми — начале триаса, когда группа, начавшая эволюцию от примитивных мелких энтомофагов средней перми, занимала все доступные экониши минимально преобразованными морфологически дериватами, как хищного, так и растительноядного направления.

Рабочая систематическая схема примитивных цинодонтов (Procynosuchia и Epicynodontia sensu Hopson, Kitching, 2001) может выглядеть следующим образом.

Надсемейство Procynosuchoidea Broom, 1938

Примитивные энтомофаги с незакрытым небом. Средняя — поздняя пермь.

Семейство Procynosuchidae Broom, 1938

Надсемейство Thrinaxodontoidea Seeley, 1894

Омнифаги с закрытым небом. Поздняя пермь — ранний триас.

Семейство Thrinaxodontidae Seeley, 1894

Слабое развитие цингулюма на буккальных зубах.

Семейство Dviniidae Sushkin, 1928

Круговой цингулюм на буккальных зубах.

Надсемейство Galesauroida Lydekker, 1889

Хищники с режущими зубами. Поздняя пермь — средний триас.

Семейство Galesauridae Lydekker, 1889

Мелкие примитивные хищники с незакрытым небом.

Семейство Cynognathidae Seeley, 1908

Крупные хищники с закрытым небом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вьюшков Б.П.* Надсемейство Galesauroida (=Cynodontia) // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука, 1964. С. 268–272.
- Ефремов И.А.* О составе Северо-Двинской пермской фауны из раскопок В.П. Амалицкого // Докл. АН СССР. 1940. Т. 26. № 8. С. 893–896.
- Ивахненко М.Ф.* Ангулярная область нижней челюсти примитивных терапсид // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 65–70.
- Ивахненко М.Ф.* Пермские Cynodontia (Theromorpha) Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 89–97.
- Конжукова Е.Д.* Новые данные о Permocynodon sushkini Wood. — цинодonte северодвинской фауны // Докл. АН СССР. 1946а. Т. 54. № 6. С. 527–530.
- Конжукова Е.Д.* Эволюционное значение цинодонтов на основе анализа их зубного аппарата // Докл. АН СССР. 1946б. Т. 54. № 9. С. 821–824.
- Конжукова Е.Д.* К морфологии Permocynodon и эволюции зубного аппарата Cynodontia // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 20. С. 94–129.
- Сушкин П.П.* Permocynodon, новый род Cynodontia // Тр. III Всеросс. съезда зоол. анат. гистол. Л.: Изд-во АН СССР, 1928. С. 125–128.
- Сушкин П.П.* Permocynodon, цинодонт из верхнепермских отложений р. Северной Двины // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 4. С. 49–52.
- Татаринев Л.П.* Развитие системы губных (вибриссовых) сосудов и нервов у териодонтов // Палеонтол. журн. 1967. № 1. С. 3–17.
- Татаринев Л.П.* Строение мозговой коробки двинии и некоторые проблемы эволюции эндокrania млекопитающих // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 47–64.
- Татаринев Л.П.* К морфологии и систематике северодвинских цинодонтов // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 114–142 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 130).

- Татаринов Л.П.* Териодонты СССР. М.: Наука, 1974. 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 143).
- Татаринов Л.П.* Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
- Татаринов Л.П.* Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М.: Геос, 2009. 377 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 291).
- Abdala F.* Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts // *Palaeontology*. 2007. V. 50. Pt 3. P. 591–618.
- Amalitzky V.P.* Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of North Dvina // *Изв. РАН*. 1922. Вып. 6. Т. 25. № 1. С. 1–12.
- Battail B.* Les cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogenie // *Bull. Museum nat. Hist. natur. Sect. C*. 1991. V. 13. № 1–2. P. 17–105.
- Botha J., Abdala F., Smith R.* The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia // *Zool. J. Linn. Soc.* 2007. V. 149. P. 477–492.
- Brink A.S.* On *Leavachia*, a procynosuchid cynodont from the Middle Cistecephalus zone // *South Afr. J. Sci.* 1951. V. 47. № 12. P. 342–347.
- Brink A.S.* A new skull of the procynosuchid cynodont *Leavachia duvenhagei* Broom // *Palaeontol. Afr.* 1963. V. 8. P. 57–75.
- Crompton A.W.* The evolution of the mammalian jaw // *Evolution*. 1963. V. 17. № 4. P. 431–439.
- Estes R.* Cranial anatomy of the cynodont reptile *Thrinaxodon liorhinus* // *Bull. Museum Compar. Zool.* 1961. V. 125. P. 165–180.
- Fourie S.* The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley // *Ann. South Afr. Museum*. 1974. V. 65. № 10. P. 337–400.
- Hillenius W.J.* Turbinates in therapsids: evidence for late Permian origins of mammalian endothermy // *Evolution*. 1994. V. 48. P. 207–229.
- Hopson J.A., Kitching J.W.* A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts // *Bull. Museum Compar. Zool.* 2001. V. 156. № 1. P. 5–35.
- Ivakhnenko M.F.* Eotherapsids from the East European placket (Late Permian) // *Paleontol. J.* 2003. V. 37. Suppl. 4. P. 339–465.
- Ivakhnenko M.F.* Morphology of the Gorgonopidae and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) // *Paleontol. J.* 2005. V. 39. Suppl. 4. P. 393–511.
- Ivakhnenko M.F.* Cranial morphology and evolution of the Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2008. V. 42. № 9. P. 859–995.
- Ivakhnenko M.F.* Permian and Triassic therocephals (Eutheroapsida) of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2011. V. 45. № 9. P. 981–1144.
- Kemp T.S.* The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B*. 1979. V. 285. № 1005. P. 73–122.
- Luo Zh., Crompton A.W.* Transformation of the quadrate (incus) trough the transition from non-mammalian cynodonts to mammals // *J. Vertebr. Paleontol.* 1994. V. 14. № 3. P. 341–374.
- Sigurdson T.* New features of the snout and orbit of a therocephalian therapsid from South Africa // *Acta Palaeontol. Pol.* 2006. V. 51 № 1. P. 63–75.
- Sushkin P.P.* *Pemocynodon*, a cynodont reptile from the Upper Permian of Russia // *Proc. X Intern. Zool. Congr. Sect. 4, Vertebrates*. Budapest, 1929. P. 804–808.
- Tatarinov L.P.* Morphology and systematic of the Northern Dvina cynodonts (Reptilia, Therapsida; Upper Permian) // *Postilla*. 1968. V. 126. P. 1–51.
- Van den Heever J.A.* The cranial anatomy of the early Therocephalia (Amniota: Therapsida) // *Ann. Univ. Stellenbosch*. 1994. V. 1. P. 1–59.
- Watson D.M.S., Romer A.S.* A classification of therapsid reptiles // *Bull. Museum Compar. Zool.* 1956. V. 114. № 2. P. 37–89.
- Woodward A.S.* Zittel's Text-book of palaeontology. V. 2. Pt 1. L.: McMillan & Co, 1932. 464 p.

Cranial Morphology of *Dvinia prima* Amalitzky (Cynodontia, Theromorpha)

M. F. Ivakhnenko

The study of the skull of the Late Permian cynodont *Dvinia prima* Amalitzky, 1922 shows a combination of the general primitive skull design (many incisors, preservation of the precanine and large interpterygoid fenestra, etc) with the development of a number of “advanced” features (expansion of the temporal fenestra, development of the parietal crest, and closed pineal foramen, unusual structure of the premaxilla, complicated postcanines, and reduction of the angular wing). *Dvinia prima* is treated as a specialized omnivore and assigned to the family Dviniidae Sushkin, 1928 of the superfamily Thrinaxodontoidea Seeley, 1894.

Keywords: Theromorpha, Cynodontia, cranial morphology